千原光雄*:本邦暖海産緑藻類の生活史に関する研究(10) チャシオグサの生活史について**

Mitsuo Chihara*: Studies on the life-history of the green algae in the warm seas around Japan (10)

On the life-history of Cladophora wrightiana Harvey**

シオグサ属 Cladophora は種類数 150 以上といわれ (岡村 1936), 緑藻類中最大の属で、その生育地も海および淡水におよんでいる。この属の植物は今まで種々の面での研究が比較的多く、生殖現象や生活史の研究も幾つかの種類でかなりくわしく行われている (List 1930; Schussnig 1928, 1955; Higgins 1930, 1931; Bliding 1935, 1936, その他)。それらの結果シオグサ属の植物の生活環の様式は、かつて Kylin (1938) により提唱されたいわゆるシオグサ型 (Cladophora-Typus) のみとは限らず、種類によつてかなり異つた生活環をとるものもある事実も判明しつつある。

筆者は多くの Siphonales の種類とともに暖海域の緑藻類の代表的な構成メンバーを含む Siphonocladales とシオグサ科 (Cladophoraceae) との関係について興味を抱き、こと数年来特にこの関係に注意を払いつつ、数種のシオグサ類について生殖、発生などの研究をなしてきた。この報告では暖海域の代表的シオグサ類として著名なチャシオグサ Cladophora wrightiana Harvey を中心に観察の結果を述べ、あわせて幾つかの考察を行つてみたい。

実験と観察

材料 チャシオグサ Cladophora wrightiana Harvey は 1859 年に記載された種類で、Harvey の研究した材料は North Pacific Exploring Expedition (1853-'56) に同行した C. Wright が伊豆下田で採集したものである。今回筆者の使用したチャシオグサもまた伊豆下田海岸から採集された。この植物については既に記述されているように(岡村 1902)、その生育帯は低潮線附近から漸深帯 $20\,\mathrm{m}$ 以深におよんでいる。生育場所は光量と関係があるらしい。一般に弱光を好むと考えられる。浅所における生育場所はきまつて陰所であるが、数 m 以深では岩上一面に生育する。

藻体の季節的消長と生殖現象 年間を通じての継続観察によると 15-20 cm の成体がいつの時期にも多数存在し、また数 cm の幼体もほとんど周年あり、全体としてとくに顕著な藻体の季節的消長はない。生殖時期は、確認した限りでは無性生殖 5-12 月、有

^{*} 東京教育大学理学部附属臨海実验所. 静岡県下田町 Shimoda Mar. Biol. Sta., Tokyo Univ. of Education, Shimoda, Shizuoka Pref.

^{**} 下田臨海実驗所業績 No. 114

性生殖 6-8 月である。生殖器官の形成は両性の場合ともに大潮時に多い傾向があるが、例外もある。生殖器官は藻体の先端に近い細胞が変成したもので、特殊な形態の子嚢形成はない。この場合、先端部の細胞は数個乃至十数個連続して配偶子嚢または游走子嚢になるのが普通である。 この部分は游走細胞放出後間もなく流失するが、 後に藻体の生長により、先端部は再び次の大潮時期に生殖器官となる。多年性海藻であるチャシオグサはこの現象をかなりの回数繰返して行うことが確かめられた。

生殖器官の形成様式は両性の場合を比較してとくに形態的な差異を認めない。成熟するにつれて細胞内の葉緑体の網目状配列およびピレノイドの輪廓は不明瞭となり、内容の色調は全体として濃くなる。やがて内容物は細胞膜の内壁に沿つて、たがいに絡み合うようにして、遂に明瞭な網目模様を呈する。その様子は Fig. 4, A のようで、栄養体に見られる葉緑体の網目模様とは全く異るものである。この網の糸に相当する部分に游走細胞が起源する。これらの現象と平行して子囊の側部又は頂部に、通常 1-2 個の乳質状突起が形成される。この突起部は漸次輪廓が明瞭となり、後に突端がほぼ円形に開孔して放出孔となる(Fig. 4, A)。ところで興味あることに、配偶子囊および游走子囊内には、かつて Iyengar & Ramanathan (1941) が Microdictyon tenuis で観察したと同じように、強い屈折率をもつ泡沫状の物質が多数充満している。なお同様な現象はカビシオグサ Cladophora fuliginosa やアミモヨウ Microdictyon japonicum でも見ることができた。さて、完成された游走細胞は初めらごめき運動をなし、やがて活潑に囊内を泳ぎ回り、放出孔から游出する。游走細胞の放出は、室内観察では朝が多かつた。

配偶子 配偶子は西洋梨形で 1 眼点と 2 鞭毛をもつている (Fig. 1, A)。大きさは 11.2– $13.7~\mu$ ×6.2– $8.8~\mu$ である。 鞭毛は体先端部の Kinoplast の基部に生じ, Siphonocladales の他のメンバーで知られた游走細胞の特徴と一致する。走光性は,正の反応を示すものも見られたが,多くの場合は負の反応を示し,暗所に集る。この現象は光量と 関係があるらしく,強光には負の反応,弱光には正の反応を示す傾向がある。くわしくは今後の研究にまちたい。

同一配偶子囊または同一藻体に起源する配偶子間の接合現象は見られないが、性を異にすると考えられる藻体にそれぞれの起源をもつ配偶子間では接合が起る(Fig. 1, B)。 形態的には雌雄配偶子は同形である。なお接合現象は放出直後の配偶子間では容易に起るが、時を経るに従い頻度は減少する。 このことは Hartmann (1950) により褐藻 Cutleria multifida の有性生殖の際に研究された Gamone の分泌の量の時間的関係と類似の現象によるものであろうと考えられる。

接合子は不安定と考えられる游泳運動を続けるが、まもなく基質に着生する。鞭毛は消失し、体は球形となる。体内には2 眼点が認められる。やがて体の一部がふくらみ始めるが、これは後に伸長して仮根部となる(Fig. 1, C)。基本細胞の部分は後に光の方

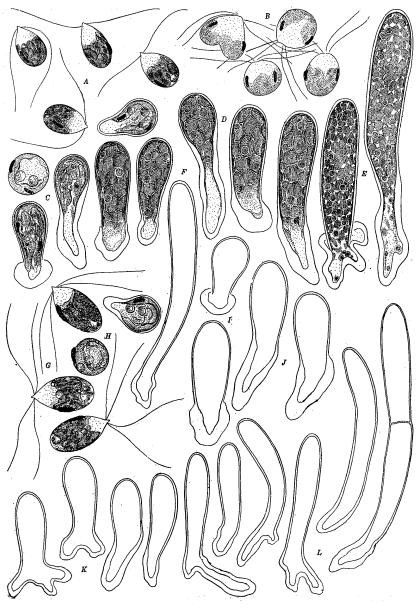


Fig. 1. A. Gametes, B. Copulation of the gametes. C.-F. Germination of zygotes. G. Zoospores. H.-L. Germination of the zoospores. (A.-E, G.-J. ×960, F.K.-L ×600)

向に伸びて直立部を形成する。発芽様式は游走子の場合と全く似ており、くわしくは後 述する。

游走子 游走子は配偶子と似ているが、より大形で 13.7-17.5 µ×8.7-11.2 µ を示し、 かつ 4 鞭毛をもつので明らかに区別がつく (Fig. 1, G)。走光性は配偶子に似て、強光 に対し負の反応を示す。この現象は游走子の健全度とも関係があるらしい。しばしば弱 光に対しても負の反応を示すものもある。この性質についての詳細は今後にゆずりた v.

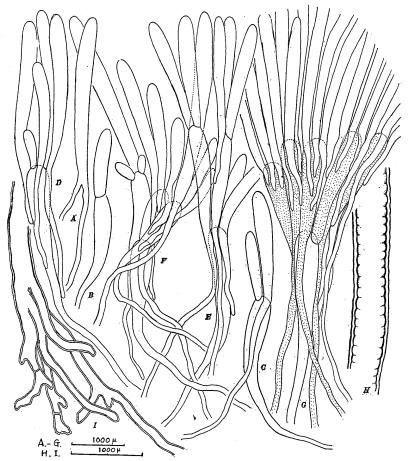


Fig. 2. A.-G. Series of juvenile plants showing development of polysiphonous frond from a single siphonous cell. A.-C. Germlings. D.-G. Parts separated from young fronds. H. Enlargement of annular constrictions. I. Attachment bearing long tapering rhizoids.

接合子および游走子の発芽 発芽の様式は接合子および游走子の場合ともほとんど同じで、いわゆる直立型である。それらの発育の経過は Fig. 1. に示した。発芽体は先に筆者 (1953, '55, '58) が報告したタマゴバロニア、アオモグサおよびフトジュズモのそ

れらと似ているが, 附着 部分は糸状になり易い傾 向がある。これは培養条 件とも関係があるらし い。なお最初は円盤状で ある附着部も後に二次的 に伸長して糸状となる (Fig. 2)。 眼点は 2-3 日 中に消失するものが多 い。葉緑体は発芽初期に は、このグループに見ら れる特徴ある形状を示さ ないが、後に生長するに つれて定形となる (Fig. 1, E)。 かくして得られた 発芽体は狭義のSiphonocladales のいわゆる Primary vesicle を想起さ せる。しかしタマゴバロ ニア, アオモグサ, およ びキツネノオなどの初期 発芽体の基部に近く存在 する水平の隔膜はない。

後期生長 幼体は細胞 分裂により、数個の Segments の体となる。各 Segment は後に下方に糸 状の仮根を下部の Segment の外壁に沿つて垂 下伸長させる。その発達 過程は Fig. 2 に示した。 この結果、体の附着部に

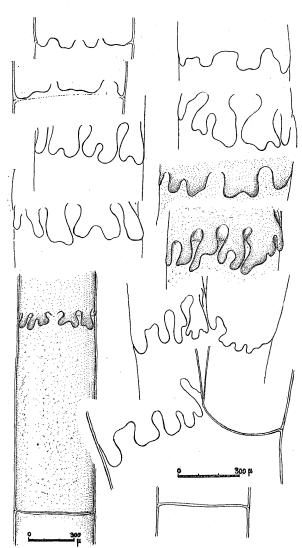


Fig. 3. Short rhizoid-like extensions at the juncture of adjacent cells.

近い部分は糸状の管状細胞が密に接着して多管軸の様相を呈する。このことに関連して、似た体形成をとるものにアミモヨウ、ウキオリソウおよびある種のシオグサ類、たとえばクロシオグサ、アオキシオグサ、その他などがある。なおタマゴバロニアも基本的には同じである。

上述の現象は、かなり生育した体の上部では見られない。体の上部の関節部では、しばしば Fig. 3 に示したような、機能的には体の強固結締の役目を果すと思われる仮根 状器官が見られる。 岡村(1902)が日本藻類図説 p. 89 で "From lower extremities of joints extracuticular, decurrent root-fibres are emitted, which remain very short in upper joints but becoming somewhat longer in lower portion of frond". と記述したものが、これに相当すると思われるい。 なお図示はされていない。この特性はまた Harvey(1859)の原記載文中にも述べられていない。この器官は、分枝をもつ関節部において、とくに発達がいちぢるしく、また関節部を実験的に分離切断して培養した場合に二次的に仮根へ変成しない、などから考えると、形態的には仮根と似たものであるが、機能的には違つたもので、体の強固結締の役目をもつものであるらしい。 なお筆者が観察したシオグサ属の他の幾つかの種類、たとえばアオキシオグサ、オオシオグサ、カタシオグサ、タマリシオグサ、カビシオグサ、アサミドリシオグサ(?)、ツヤナシシオグサ(?) および種名不詳のもの数種では、この器官の存在を見出すことができなかったい。この事実は注目すべきことと思われる。

考察

細胞学的研究をいまだ行つていないので、くわしいことは不明であるが、伊豆下田産のチャシオグサは配偶子を形成する個体と游走子を形成する個体があり、それらは sterile の状態では、外見上たがいに区別のつかないものである。すなわちチャシオグサの生活環の型式は、外見上シオグサ型(Kylin 1938)といえる。なお両者の体の出現が季節と随伴する現象はない。

つぎにシオグサ属の游走細胞の大きさについて筆者が観察しえた数種の値を示すと Table 1. のようである。これらの数値はさきに諸学者 (たとえば Schussnig 1928, 1931; Bliding 1935, 1936, その他) によりシオグサ属の種類でえられた側定値と似ている。それらはまた狭義の Siphonocladales に属する幾つかの種類でえられた数値ともよく類似する。しかし Ulotrichales, Ulvales および Siphonales に属するメンバーで知られた数値は一般により小さい。また形態においてもかなりの違いがある。

¹⁾ 阪井与志雄氏の私信によると、この器官の起源は、解剖学的には Intracuticular と 考えるとのことである。

²⁾ クロシオグサでは成体と思われるもの1個体のみ調べる機会に恵まれたが、やはり この器官は見られなかつた。

Table I.	Size of	the swarmers	of	certain	species	among	Cladophora	
			_					
		1						

	biflagellate swarmer	quadriflagellate swarmer
Cladophora wrightiana	$\mu \mu 11.2-13.7 \times 6.2-8.8$	$\mu \mu 13.7-17.5 \times 8.7-11.2$
C. ohkuboana	$12.7 - 15.0 \times 6.2 - 7.5$	
C. japonica	$11.0 - 14.0 \times 6.0 - 8.0$	
C. fuliginosa	$11.2 - 13.0 \times 6.2 - 7.0$	
C. sp. (a)	$14.4 - 16.8 \times 6.4 - 8.0$	
C. sp. (b)	$9.0 - 11.0 \times 6.0 - 8.0$	
C. sp. (c)		12.5-15.0×8.7-11.0

游走細胞形成時に、チャシオグサの細胞内の内容物はたがいに絡み合うようにして明瞭な網目模様を呈することは既述し、また Fig. 4 に写真図を示した。シオグサ属におけるこの現象はさきに Czempyrek (1930) や Schussnig (1931) が Cladophora callicoma subforma kit:ingiana、C. glomerata および C. suhriana でくわしく記述したところであるが、興味あることに、全く同一の現象が、生殖現象の観察された狭義の Siphono-cladales のメンバーで、例外なく知られている(たとえば Valonia macrophysa、

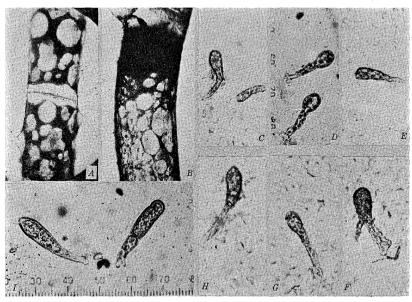


Fig. 4. A.-B. Network of swarmer-formation within a cell. A. Cladophora wrightiana, B. C. fuliginosa. C.-E. Germlings of the zygotes. F.-I. The same of the zoospore. (A. ×20, B. ×40, C.-I. ×280)

Kuckuck 1907; 千原 1953; Dictyosphaeria van-bossea, Cladophoropsis membranacea, Siphonocladus tropicus, Ernodesmis verticillata, Boergesen 1913; Microdictyon calodictyon, Boergesen 1925; Microdictyon tenuis, Iyengar & Ramanathan 1941; Boodlea coacta, 千原 1955; Dictyosphaeria cavernosa および Microdictyon japonicum 干原未発表)」。ところが、さらに興味あることに、この網目模様は、筆者の観察によるとシオグサ属のすべてに共通するものであるとはいえず、種類により形成しないものもある。またシオグサ科のある属、たとえばジュズモ属などもこの形成はないようである。シオグサ科の類縁を考える際に注意すべきことであろう。

チャシオグサのもつ特性の一つとして、筆者は体上部の関節部に、強固結締の機能を有すると考えられる短い仮根状附着器官の存在を前述した。この器官は、それを有することにより新種として記載されたハワイ産の $Valonia\ trabeculata\ Egerod\ (Egerod\ 1952)$ の trabeculae との類似を思わせる。

チャシオグサはまた、すでに岡村 (1902) や Feldmann (1938) などが指摘したように、Boergesenia、Ernodesmis、Siphonocladus、Stru ea、Chamaedoris および Apjohnia などの諸属のある種類がもつ環状のくびれと全く同一形質を、体の基部にもつている。このことは特記すべき特性と考える。このような環状のくびれは Siphonocladaceae の特徴として Boergesen (1913-14、1925) や Feldmann (1938) により重視された形質である。シオグサ属では、ほかにクロシオグサ Cladophora rugulosa と C. prolifera が有することが知られている。Murray (1891) はクロシオグサが、大形の基部細胞にこの形質をもつことから Apjohnia laetezirens との類縁を考え、Apjohnia rugulosa Murray の学名を与えたほどである。

体の関節部に強固結締の機能をもつ trabeculae のあること、基部近くに環状のくびれのあること、および游走細胞形成時に網目模様の出現することなどから考えると、シオグサ属の種類の中でチャシオグサの占める分類学的位置はかなり明瞭であるらしい。上述の諸特徴はまた、シオグサ属が狭義の Siphonocladales のあるメンバーと極めて近い関係にあることを示すものとも考えられる。

なお、近時シオグサ属のある種の細胞膜の物理的性質が Siphonocladales の Valonia, Dictyosphaeria、および Siphonocladus のある種のそれらと一致することを確かめた Nicolai & Preston (1952) の観察結果、および Cladophora wrightiana、Chaetomorpha spiralis、Valonia macrophysa、Dictyosphaeria carernosa および Boodlea coacta などの細胞膜の構成物質がいずれも同じようにセルローズであることを化学的に確認した三輪および共同研究者(未発表)の研究結果などは、ともにシオグサ属が狭義の Siphonocladales と関連をもつことの証左を提供したと考えることもできよう。

¹⁾ なお Siphonales のある属でも見られる。たとえば Bryopsis や Caulerpa など。

摘 要

- 1. 伊豆下田産のチャシオグサは多年性で,成体と幼体がいつの時期にも見られる。 生殖時期は,無性生殖のそれは 5-12 月,有性生殖のそれは 6-8 月で,游走細胞の形成と放出は一般に大潮時である。
- 2. 生殖器官は藻体の先端部の細胞が変成したもので、形成に際し、細胞内に網目模様が出現する。また内部には屈折率の強い泡沫状物質が多数存在する。
- 3. 配偶子は 2 鞭毛, 1 眼点をもつ。游走子はより大形で 4 鞭毛をもつ。ともに Siphonocladales のメンバーの游走細胞と似ている。藻体は雌雄異株である。
- 4. 接合子と游走子の発芽様式は同じで、いわゆる二極性直立型である。初期発芽体は棍棒状で、Siphonocladales の primary vesicle と類似する。
- 5. 二次生長により、体の下部の細胞は下方に仮根を垂下伸長させる。この結果、幼体の基部近くは多管軸状となる。
 - 6. 体の関節部に trabeculae を有する。また基部に近く環状のくびれをもつ。
- 7. シオグサ属は狭義の Siphonocladales のメンバーと密接な関係をもつグループと考えたい。

稿を終るにあたり、指導と校閲をいただいた九大・瀬川宗吉博士に御礼申上げる。また平生教授と激励を賜わつた東教大・伊藤洋、三輪知雄両教授に感謝の意を表す。なお北大・山田幸男教授および阪井与志雄氏、九大・香村真徳氏等からは種類の同定、教示および標本の貸与をうけた。記して御礼申上げる。

引用文献

1) Bliding, C. Svensk Bot. Tidskr., 29 (1935). 2) _____, Ibid. 30 (1936). 3) Boergesen, F. Dansk. Botanisk Arkiv., 1 (1913). 4) _____, Dansk. Vidensk. Selsk. Biol. Meddel., 5 (1925). 5) ——, Ibid. 20 (1948). 6) Gzempyrek, H. Arch. Protistenk., 72 (1930). 7) Egerod, L. E. Univ. Calif. Publ. Bot., 25 (1952). 8) 千原光雄 植研 28 (1953). 9) ______, 植研 30 (1955). 10) Feldmann, J. Rev. Génér. Bot., 50 (1938). 11) Fritsch, F. E. The structure and reproduction 12) — , J. Indian Bot. Soc., M. O. P. Iyengar of the algae, 1 (1935). Commemoration Volume (1946) 13) Harvey, W. R. Proc. Amer. Acad., 4 (1959). 14) Hartmann, M. Pubbl. Staz. Zool. Napoli, 22 (1950). 15) Higgins, E. M. Ann. Bot., **44** (1930). 16) ——, Ibid. **45** (1931). 17) Iyengar, M. O. P. & K. R. Ramathan, J. Indian Bot. Soc., 20 (1941). 18) Kuckuck P. Bot. Zeitg., **65** (1907). 19) Kylin, H. Arch. Protistenk., 90 (1938). 20) List, H. Arch.

Resume

Detailed observations on seasonal growth, reproduction, and development of *Cladophora wrightiana* Harvey have been made in the water of Shimoda, Izu Prov., the type-locality of the species.

The present species is perennial; both adult frond and young one are found in this locality through the whole year. The formation and liberation of asexual zooid take place, in general, during the spring tide from May to December, while those of gamete occur during the similar tide from June to August.

The sporangium is evolved from a growing cell near the tip of the branch and it does not differ from vegetative cells in shape. On the occasion of sporangium-formation, a network in which a zooid takes its origin makes its appearance along the inside of the cell wall by an aggregation of the cytoplasm containing nuclei, chloroplast, pyrenoid, etc. About the same time one or more short conical projections bearing apertures in their pointed end are formed on the lateral side or summit of each sporangium. And, like *Microdictyon tenuis* (Iyengar & Ramanathan, 1941), numerous refractive frothy mucilages occupy the remaining portion of the sporangium.

The frond is dioecious and isogamous. The gamete is pear-shaped and biflagellate. The tendency of phototaxis in its swarming seems to be decided according to the intensity of light; it shows a positive reaction to a feeble light while a negative one to an intense light. The shape and behaviour of the zoospore bear resemblance to those of the gamete, but it is far larger than the gamete in size and has four flagella. In *Cladophora wrightiana*, therefore, there may be three kinds of fronds, male gametophyte, female gametophyte, and sporophyte, which are externally identical and indistinguishable from each other in sterile condition. Probably, its life-cycle is an isomorphic alternation.

Germination of both zygote and zoospore is of the bi-polar erect type. One-celled siphonous germling whose shape is clavate shows likeness in appearance to the primary vesicle of the plants of the Siphonocladales. The secondary development of siphonous rhizoids from the lower cells produces consequently a compact

polysiphonous portion at the base of the frond, of which phenomenon there is also common knowledge in some septate coenocytic algae of such genera as *Microdictyon* and *Anadyomene*.

At the juncture of adjacent cells in this alga there is formed several short rhizoid-like extensions which take their geneses intracuticularly in the lower extremity of the cell. This extension led the writer to consider that it is a trabecula analogous to that of *Valonia trabeculata* described by Egerod (1952) from Hawaii.

The base of the stipe of *Cladophora wrightiana* as well as of *C. rugulosa* possesses a number of annular constrictions which are also frequent in the members of the family Siphonocladaceae.

From the above-mentioned characteristics, it seems likely that the present alga is one of the remarkable species among the genus *Cladophora* and that the genus bears affinity with the Siphonocladales.

Oツルガシワの学名 (檜山庫三) Kōzō HIYAMA: On Vincetoxicum nikonese Kitag,

北川政夫博士は Vincetoxicum 属を復活されて、ツルガシワの学名を V. nikoense (Maxim.) Kitag., stat. nov. in Journ. Jap. Bot. 34: 364 (1959) と定められた。しかしてればは V. nikoense Fr. & Sav., Enum. Pl. Jap. 2: 445 (1877) (コカモメヅル) という相似名が既に存在するから使うことができない。 そこで、ツルガシワの学名を V. Kitagawae Hiyama と改めたい。

ついでながら、北川博士 (本誌 34:3) がヒメナギナタコウジュの学名を改められた際に引用された Elsholtzia cristata var. minima Nakai (この学名については後に訂正がなされている) という学名について私 (本誌 34:189) が述べた意見に対して回答 (本誌 34:366) が寄せられた。それによると私が E. cristata var. ramosa f. minima という中井博士の品種名について意見を述べたようになっているが、そのようなことを私は書いてはいない。誤解をまねくおそれがあるので、ここに一言書き添えておきたい。

なお、北川博士(本誌 **34**: 366)がアズマカモメズルの新組合せ名を発表された際に、 その basinym として挙げられた *Tylophora sublanceolata* Miq. β albiflora Fr. & Sav. は *T. japonica* Miq. β albiflora Fr. & Sav. とするのが正しい。

Vincetoxicum Kitagawae Hiyama, nom. nov.

V. nikoense (Maxim.) Kitag. in Journ. Jap. Bot. 34: 364 (1959), non Fr. & Sav. 1877, syn. nov.

V. macrophyllum Sieb. & Zucc. var. nikoense Maxim. in Bull. Acad. St.-Pétersb. 23: 364 (1877).